

运动生理学

(第三版)

邓树勋 王健 乔德才 郝选明 主编

王健 乔德才 郝选明 主编

《《》》



“十二五”普通高等教育本科国家级规划教材
国家级精品资源共享课配套教材
普通高等学校体育教育专业主干课教材
全国高等学校体育教学指导委员会审定

运动生理学

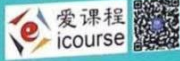
(第三版)

邓树勋 王健 乔德才 郝选明 主编



SPORTS

国家级精品资源共享课“运动生理学”



高等教育出版社

第 2 章 能量代谢

本章提要:

生物体在合成与分解代谢过程中必然伴随能量的转移和释放。由于骨骼肌细胞 ATP (三磷酸腺苷) 贮量极低, 而体力活动时机体对能量的需求又极高, 这就要求磷酸原供能系统、糖酵解供能系统和有氧氧化供能系统在体力活动过程中精细整合、相互协调, 共同满足各种体力活动的能量需求。尽管能量供应总量和供能效率不同, 但是三种供能系统均不同程度地参与各种运动模式下的能量供应。本章主要对生命活动的能量来源和去路、基本能量代谢途径、运动状态下的能量代谢特点等进行介绍。

重点术语:

能量代谢、ATP 稳态、磷酸原系统、糖酵解系统、有氧氧化系统、热价、氧热价、呼吸商、基础代谢率

在生命的运转过程中, 机体通过合成代谢将从外界摄取的营养物质转化为自身物质并储存能量, 通过分解代谢将自身物质分解并释放能量, 完成各种生命活动。因此, 生命活动总是伴随着能量的储存、释放、转移和利用。一般将生物体内物质代谢过程中所伴随的能量储存、释放、转移和利用, 称为能量代谢。

第一节 人体能量的供给

人体维持体温和进行一切生命活动都需要能量的供给, 但人体不能直接利用太阳的光能, 也不能利用外部供给的电能、机械能等, 只能通过体内储存的糖、脂肪和蛋白质的分解代谢获得所需要的能量。

人体内从糖、脂肪和蛋白质分解释放出来的能量, 一部分转化为热能散发, 另一部分可用于做功的“自由能”转移至三磷酸腺苷 (ATP) 的分子结构中。ATP 是一种含有高能键的高能磷酸化合物, 它是机体各器官、组织和细胞能利用的直接能源。

一、ATP 与 ATP 稳态

(一) ATP 是能量代谢的重要媒介

当机体活动需要能量时, 首先需要将 ATP 中储存的高能磷酸键裂解成为二磷酸腺苷 (ADP) 和无机磷酸 (Pi), 并释放出大量的能量供机体利用。但机体中所贮存的 ATP 是及其有限的, 必须将蕴藏于糖、脂肪和蛋白质等能源物质中的不能被机体直接利用的化学能转移给 ADP, 使其再合成新的 ATP。所以, ATP

既是能量的受体又是能量的供体,可将机体提供能量的化学反应和利用能量的生命活动相互偶联,是能量代谢的重要媒介。

(二) ATP 的分解释能

ATP 由腺嘌呤和核糖构成的腺苷与三个磷酸根基团结合形成(图 2-1),为生命活动提供的化学能一般认为蕴藏于远离腺苷的两个磷酸酯键中,也被称为高能磷酸键(~键)。

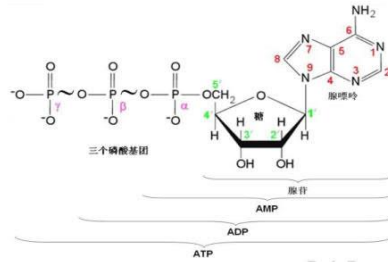
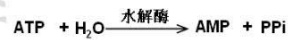
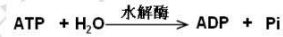


图 2-1 ATP 的结构

高能磷酸键的断裂会释放大量能量。当 ATP 末端脱去一个磷酸根时生成二磷酸腺苷 (ADP), 脱去两个磷酸根则生成一磷酸腺苷 (AMP)。ADP 也含有高能磷酸键, 因此也是高能化合物。当 ADP 末端脱去一个磷酸根时也生成 AMP。其化学反应式如下:



注: P_i 代表无机磷酸; PP_i 代表焦磷酸。

ATP 水解释放的能量受细胞环境介质中的 ATP 浓度、温度和 pH 值等反应条件的影响并不恒定, 1 分子 (mol) ATP 约在 7~12kcal 范围内。在运动骨骼肌中 1 分子 ATP 水解可释放 11kcal 的能量。

(三) ATP 稳态

多数情况下, 机体可以获取充足的食物来合成自身能源物质, 因此 ATP 的生成具有充足的合成底物。机体要求细胞中 ATP 在低浓度保持稳态, 浓度过高或过低都会引起细胞异常反应。

ATP 分解供能时会生成 ADP、AMP 和 P_i 等水解产物, 这些产物是 ATP 再合成的效应剂。ATP 再合成途径很多, 其中磷酸肌酸 (creatine phosphate, CP)

再合成 ATP 的途径对于迅速生成 ATP 尤为重要。CP 也有高能磷酸键，但是 CP 高能磷酸键蕴含的能量必须转移给 ATP 才能释放。当生命活动对能量的需求瞬时提高而导致 ATP 大量水解时，细胞首先在磷酸激酶催化下迅速将 CP 的高能磷酸键转移至 ADP 来维持 ATP 浓度，但其供能量的是有限的。其他能源物质如糖、脂肪和蛋白质的分解会伴随 ATP 的大量生成，但生成速率大大降低。

细胞、组织乃至器官、系统在能量转换过程中维持其 ATP 恒定含量的现象称为 ATP 稳态。ATP 浓度过低会导致机体能源不足，过高则会导致分解代谢抑制，两种情况都会使生命活动难以进行。

二、ATP 的生成过程

如前所述，ATP 是绝大多数生理活动的直接能源，但其贮备量有限，肌细胞中的贮量仅为 $5\text{-}7\text{mmol} \cdot \text{kg}^{-1}$ 湿肌，远不能满足身体活动的需要。所以必须边分解、边合成才能不断地供给肌肉活动的需要。ATP 再合成所需的能量来自三条途径：一是磷酸原供能系统；二是糖酵解供能系统；三是糖、脂肪和蛋白质的有氧氧化供能系统。

(一) 磷酸原系统

由于 ATP 和 CP 均含高能磷酸原，因此将这种能量瞬时供应系统称为磷酸原系统或 ATP-CP 系统。ATP 和 CP 都是贮存在骨骼肌细胞中的高能化合物，当肌肉收缩时，ATP 迅速分解供能，与此相偶联的是 CP 也迅速分解放能，在磷酸肌酸激酶（CPK）的作用下将其所含的高能化学键在瞬时转移给 ADP，在极短时间内生成少量的 ATP，每 1mol CP 分解时，可再生成 1mol ATP。

依据理论计算，依靠磷酸原系统供能的最大能力（或容量）约为 $420\text{J} \cdot \text{kg}^{-1}$ 体重，其能量输出的最大功率为 $56\text{J} \cdot \text{kg} \cdot \text{s}^{-1}$ ，因此人体在竭尽全力运动时，依靠磷酸原系统供能所能支持的时间约为： $420\text{J} \cdot \text{kg}^{-1} \div 56\text{J} \cdot \text{kg} \cdot \text{s}^{-1} = 7.5\text{s}$ 。这一供能系统是一切高功率运动如短跑、投掷、跳跃、急停起跳等活动的供能基础。

正常条件下组织细胞仅维持较低浓度的高能化合物，安静时肌肉中 CP 的含量约为 ATP 的 3~5 倍（见表 2-1），剧烈运动时肌肉中 CP 含量迅速减少，而 ATP 的含量变化不大。在 ATP 充足时，CP 又依靠 ATP 分解时释放出的能量而再合成。CP 合成的速度取决于肌肉中 ATP 的浓度，肌酸的含量以及 CPK 的活性。

表 2-1 安静状态下骨骼肌中的 ATP、CP 含量^a

	骨骼肌含量		能量释放 ^b	
	$\text{mmol} \cdot \text{kg}^{-1}$ 骨骼肌	mmol 骨骼肌总质量 ^a	$\text{kcal} \cdot \text{kg}^{-1}$ 骨骼肌	kcal 骨骼肌总质量
ATP	6	180	0.06	1.8
CP	28	840	0.28	8.4

引自：Brooks GA, Fahey TD, White TG. Exercise physiology: human bioenergetics and its applications. 4th edition, New York: McGraw-Hill, 2004. a: 假设体重 70kg 的男性约含 30kg 骨骼肌质量；b: 假设 $10\text{kcal} \cdot \text{kg}^{-1}$

ATP

(二) 糖酵解系统

糖酵解系统是指糖原或葡萄糖在无氧分解过程中再合成 ATP 的供能系统，由于这一系统供能时要生成乳酸，所以亦称之乳酸能系统。它是机体处于氧供不足时的主要供能系统。

在三大能量物质中，只有糖能够直接在相对缺氧的条件下（不完全氧化）合成 ATP。糖酵解包括 10~11 步复杂的反应过程，每一步反应均由特异性的酶催化。前 4 步反应是葡萄糖的分解阶段，6~10 步反应为能量释放和储存阶段，第 11 步为丙酮酸还原为乳酸的反应，糖酵解代谢全部在细胞浆中进行，1 分子葡萄糖共生成 $4 - 2 = 2$ 分子 ATP。

依靠糖酵解系统供能的最大容量约为 $962\text{J} \cdot \text{kg}^{-1}$ 体重，其能量输出的最大功率为 $29.3\text{J} \cdot \text{kg} \cdot \text{s}^{-1}$ ，因此依靠糖酵解系统供能所能支持的时间约为： $962\text{J} \cdot \text{kg}^{-1} \div 29.3\text{J} \cdot \text{kg} \cdot \text{s}^{-1} = 33\text{s}$ 。尽管糖酵解生成的 ATP 量相对较少，但是它对运动过程中保持 ATP 稳态具有非常重要的意义。如人体在剧烈运动时（400m 或 800m 跑），骨骼肌几秒钟的收缩就可将磷酸原供能系统提供的能量消耗殆尽，此时，由于有氧系统的过程尚未启动，还来不及满足能量需求，因此可以通过糖酵解供能系统迅速获得部分的 ATP，以满足运动时的需要。另外，当机体缺氧或氧利用障碍时，ATP 也可来源于糖酵解供给。即使是在安静状态下，有些细胞也是依靠这一系统的供能，如成熟红细胞没有线粒体，ATP 供应完全依赖糖酵解系统。

糖酵解系统供能的特点是，供能总量较磷酸原系统多，输出功率次之，不需要氧，产生可导致运动疲劳的物质乳酸。乳酸是一种强酸，在体内聚积过多，超过了机体缓冲及耐受能力时，会破坏机体内环境酸碱度的稳态，进而又会限制糖的无氧酵解，直接影响 ATP 的再合成，可导致机体疲劳的产生。乳酸是在肌肉中产生，但它要扩散进入血液，因此，血乳酸水平是衡量该系统供能能力的最常用指标。

磷酸原系统和糖酵解系统在代谢过程中都不需要氧的参与，所以这两个供能系统又合称为无氧供能系统。

(三) 有氧氧化系统

有氧氧化系统是指糖、脂肪和蛋白质在氧供充足的情况下，彻底氧化成 H_2O 和 CO_2 的过程中，再合成 ATP 的供能系统。该系统供能是机体极大多数细胞主要的能量获取方式。即使是肌肉通过糖酵解生成的乳酸，最终仍须在有氧氧化中彻底分解为 H_2O 和 CO_2 。机体在活动中，首先是以糖作为有氧氧化的燃料，当糖供应不足时再消耗脂肪，只有在糖和脂肪含量均不足时才分解蛋白质。

有氧氧化系统供能过程的第一阶段是葡萄糖分解至丙酮酸的阶段，这与糖酵

解过程是相同的；氧供不足时丙酮酸在胞浆转变成乳酸，当氧气充足时丙酮酸氧化生成乙酰辅酶 A（乙酰 CoA），进入有氧氧化的第二阶段；有氧氧化的第三阶段为三羧酸循环和氧化磷酸化两部分。对于能量代谢而言，三羧酸循环本身并非 ATP 合成的主要地点，其主要作用在于为氧化磷酸化提供还原当量。1 分子糖经过有氧氧化共能生成 38 或 36 分子 ATP，是糖酵解 ATP 生成量的 18~19 倍。葡萄糖有氧氧化概述见图 2-2。

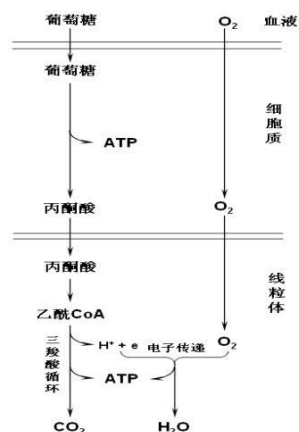


图 2-2 葡萄糖有氧氧化概述

储存的脂肪在需要时可迅速分解为甘油和脂肪酸，由血液输送至各种组织供其利用。甘油主要在肝脏经磷酸化，再经三羧酸循环氧化供能；脂肪酸与辅酶 A 结合后，经 β 氧化分解为乙酰 CoA，再经三羧酸循环氧化分解成 H₂O 和 CO₂，同时释放出能量；脂肪酸也可在肝脏生成酮体后供其他组织氧化利用，是长期饥饿和超长时间运动骨骼肌尤其是脑组织的重要能源。

蛋白质主要由氨基酸 (amino acid, aa) 组成。氨基酸在体内主要经过脱氨基作用或转氨基作用分解为非氮成分和氨基。氨基主要在肝脏合成尿素解毒。非氮成分转化为糖有氧氧化中间产物进一步氧化供能。

从理论上分析，体内贮存的糖，特别是脂肪一般是不易耗尽的，故有氧氧化系统供能的最大容量可以认为是无限大的。但有研究显示，如果机体糖的贮备消耗到一定的程度，即使有大量的脂肪供能，机体仍会产生疲劳。该系统的供能特点是，ATP 生成的总量很大，但供能速率较低（最大供能速率或输出功率只有 $15\text{J} \cdot \text{kg} \cdot \text{s}^{-1}$ ），需要有氧的参与，不产生乳酸类等副产物。该系统是进行长时间耐力活动的物质基础。

三、不同途径合成 ATP 的总量及效率

通过上述分析发现，三个供能系统的能量供应总量和供能效率是不同的。磷酸原系统 ATP 供应总量最低，但能提供最大的 ATP 合成效率；有氧氧化系统虽然提供的 ATP 总量最多，但 ATP 合成效率最低；糖酵解系统的能量供应总量和供能效率则介于前二者之间（见表 2-2）。

表 2-2 ATP 再合成的各种代谢途径效率的比较

	肌肉组织 ATP 供应量 (mmol·kg ⁻¹)	ATP 最大合成效率 (mmol·kg ⁻¹ ·s ⁻¹)
CP → ATP + C	15-20	1.6-3.0
糖原 (葡萄糖) → 乳酸	240	1.0
糖原 (葡萄糖) → CO ₂ + H ₂ O	3 000	0.5
脂肪酸 → CO ₂ + H ₂ O	不受限制	0.24

第二节 人体能量代谢的测定

人体通过能量代谢所释放的自由能在体内可以转化为机械能（肌肉收缩）、化学能（合成代谢）、渗透能（吸收、分泌）、电能（神经传导、生物电）和热能（维持体温）等。从能量转换的角度考虑，这些能除骨骼肌活动时完成的机械功外，在体内完成各种生理活动所消耗的能量最终也能转变为热能。其实，机械功也可将其折算为热量（1 kg·m 的功相当于 0.0024 kcal 的热量，1kcal = 4.1868kJ）。

一、能量代谢测定原理与方法

（一）能量代谢的测定原理

机体代谢过程中，由营养物质氧化所释放的能量，应等于它最终转化在的热能和所做的机械功之和。在能量代谢的实际测定中，如果机体处于静息状态，而未做外功，所释放的能量应全部转化成热能散发，测定单位时间内机体所产生的热量就可测算出机体的能量代谢。如果机体在运动或劳动时，则在测定其散发热量的同时，应再加上机体在该时间内用于完成外功（机械功）所折算的热量，就会得出运动或劳动情况下为机体所消耗的总能量。通过测定运动时的能量代谢率，就可以推知运动者能量消耗状况及运动强度，从而为运动员的营养和判断运动负荷提供科学依据。

测定整个机体在单位时间内发散的总热量虽然可以采用直接测热法获得，但该方法不适应测定人体，更不适应于测定人体在运动时的能量代谢。测定人体运动时的能量代谢通常通过气体代谢的方法进行。其原理是根据营养物质在体内氧化分解时，必须消耗 O₂，同时将代谢终产物 CO₂ 呼出体外。由于机体的耗氧量和 CO₂ 的排出量与释放的热量之间呈一定的比例关系（即定比定律），因此可测定机体在一定时间内的耗氧量和 CO₂ 产生量，然后根据食物的热价和氧热价、

呼吸商等数据，就可以间接推算出该时间内机体的产热量。

(二) 能量代谢的测定方法

物质在机体内氧化分解和在体外氧化分解（燃烧）都服从能量守恒定律。根据这一原理，计算一定时间内人体中氧化分解的糖、脂肪和蛋白质各有多少，就可计算出整个机体单位时间内释放的热量。

首先要解决的是每种营养物质氧化分解时产生的能量有多少。我们把 1g 食物氧化时产生的热量称为食物的热价（thermal equivalent of food）或卡价（caloric value of food）。食物的热价分为物理热价和生物热价。前者为食物在体外燃烧时释放的热量，后者指食物在体内完全氧化时所产生的热量。由于蛋白质在体内不能完全氧化分解，一部分以尿素的形式排出体外，故蛋白质的生物热价小于它的物理热价。某种食物氧化时消耗 1 升氧所产生的热量，即氧热价（thermal equivalent of oxygen）。氧热价应用于整个机体，就可以根据机体单位时间内的耗氧量来推算出它的能量代谢。

其次还要解决的是三种营养物质各氧化了多少。由于各种营养物质氧化时的耗氧量和 CO₂ 产量均呈一定比例，所以计算单位时间内机体的 CO₂ 产量与耗氧量的比值理论上就可较为精确地推算出三种营养物质氧化分解的比例。同一时间内机体 CO₂ 的生成量和耗氧量的比值称为呼吸商（respiratory quotient, RQ）。三种营养物质的产热量、氧热价和呼吸商如表 2-3 所示。

表 2-3 三种营养物质氧化时的能量代谢相关指标

营养物质	产热量 (kJ/g)		耗氧量 (L/g)	CO ₂ 产量 (L/g)	氧热价 (kJ/L)	呼吸商 (RQ)
	物理热价	生物热价				
糖	17	17	0.83	0.83	21	1.00
脂肪	39.8	39.8	2.03	1.43	19.7	0.71
蛋白质	23.5	18	0.95	0.76	18.8	0.80

日常生活中，进食的是糖、脂肪和蛋白质的混合膳食，机体几种食物同时分解氧化，呼吸商常变动于 0.71~1.00 之间，具体值取决于机体内三种营养物质氧化分解的比例。一般情况下，混合膳食的呼吸商约在 0.85 左右。

但是，实际情况并非完全如此简单。因为细胞不仅能够同时氧化分解各种营养物质，而且也同时存在各种营养物质间的转换。其他代谢反应也影响呼吸商，例如剧烈运动时由于氧供不足，大量乳酸的产生在同血液缓冲系统作用的同时，会有大量 CO₂ 排出体外，此时呼吸商就会大于 1。尽管如此，呼吸商仍不失为一个有用的指标。

图 2-3 所示为测定运动状态下能量代谢的实验方法。已知大气的 O₂ 和 CO₂ 百分含量，收集分析受试者呼出气中的 CO₂ 和 O₂ 组成，就可大体折算出单位时间内 CO₂ 生成量和耗氧量，进而推算出能量代谢率。

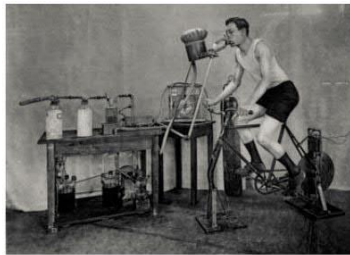


图 2-3 Benedict 通过自行车功量计收集受试者呼出气示意图

二、影响能量代谢的因素

在测量和评价能量代谢时必须考虑其影响因素，这些因素主要包括肌肉活动、环境温度、食物、精神紧张和内分泌激素等。

(一) 肌肉活动

肌肉活动对能量代谢的影响最为显著。机体任何轻微的活动都可提高代谢率。机体能耗量的增加与肌肉活动的强度呈正比关系，能耗量最多可达安静时的 10-20 倍。肌肉活动的强度称为肌肉工作的强度，也就是劳动强度。劳动强度通常用单位时间内机体的产热量来表示，也就是说，可以把能量代谢率作为评估劳动强度的指标。从表 2-4 可以看出劳动强度或运动时的能量代谢率的增长情况。

表 2-4 几种活动的能耗量比较

运动(或劳动)名称	能耗量	
	kcal·h ⁻¹ ·m ⁻²	kJ·h ⁻¹ ·m ⁻²
醒 卧	40	167
坐	50	209
书 写	60	251
站 立	85	356
洗 衣	100	412
家 务	140	586
散 步	140	586
骑自行车	250	1047
游 泳	350	1465
伐 木	350	1465
滑 雪	500	2094
跑 步	600	2512

（二）环境温度

实验证明，人体安静时（裸体或只穿薄衣）的能量代谢在 20-30°C 的环境中最为稳定（主要是由于肌肉松弛的结果），当环境温度低于 20°C 时，代谢率开始有所增加，在 10°C 以下，代谢率显著增加（主要是由于寒冷刺激反射地引起寒战以及肌肉紧张度增强所致）；当环境温度为 30-45°C 时，代谢率又会逐渐增加（可能是因为体内化学过程的反应速度有所增加以及发汗功能旺盛、呼吸和循环功能增强等因素的作用）。

（三）食物的特殊动力效应

在安静状态下摄入食物后，人体释放的热量比摄入的食物本身氧化后所产生的热量要多。例如摄入能产 100kJ 热量的蛋白质后，人体实际产热量为 130kJ，额外多产生了 30kJ 热量，表明进食蛋白质后，机体产热量超过了蛋白质氧化后产热量的 30%。食物能使机体产生“额外”热量的现象称为食物的特殊动力效应（specific dynamic effect）。糖类或脂肪的食物特殊动力作用为其产热量的 4%-6%；而混合食物可使产热量增加 10% 左右。这种额外增加的热量不能被利用来做功，只能用于维持体温。因此，为了补充体内额外的热量消耗，机体必须多进一些食物补充这份多消耗的能量。

目前，食物特殊动力作用的机制尚不清楚。这种现象在进食后 1h 左右开始，并延续到 7~8h。有人将氨基酸注入静脉内，可出现与经口服相同的代谢率增值现象。根据这些事实可以推想，食物的特殊动力作用主要与肝脏处理吸收的营养物质有关，特别是与氨基酸在肝脏内进行的氧化脱氨基作用有关。

（四）精神和情绪活动

人体处于激动、恐惧和焦虑等紧张状态下，能量代谢率可显著增加。精神紧张可引起骨骼肌紧张性升高，增加产热量；也可引起甲状腺、肾上腺髓质等分泌激素增多，促进细胞代谢活动，从而增加产热量。

（五）其他因素

能量代谢还受种族、年龄、性别、身体成分乃至居住的地理环境等因素的影响。许多药物也能影响能量代谢。

三、基础代谢

（一）基础代谢与基础代谢率

基础代谢（basal metabolism）是指人体在清晨极端安静状态下，不受精神紧张、肌肉活动、食物和环境温度等因素影响时的能量代谢。人体在基础状态下各种生理活动都比较稳定，体内能量的消耗主要用于维持基本的生命活动。单位时

间内的基础代谢，称为基础代谢率（basal metabolic rate, BMR），通常以每小时每平方米体面积的产热量（kJ/m²·h）来表示。

临床医学测定基础代谢率规定在以下条件下进行：①清晨空腹，餐后 12 小时以上，前次进餐为素食，且不宜过饱，以排除食物特殊动力作用的影响；②室温保持在 20-25℃，排除环境温度的影响；③测定前避免剧烈活动，休息 30 分钟左右。测定时平卧，全身肌肉放松，尽量排除肌肉活动的影响；④要求受试者消除紧张、焦虑、恐惧等，排除精神紧张的影响；⑤受试者体温正常。

基础代谢率随性别、年龄等不同而有生理变化（表 2-5）。其他条件相同时，男性的基础代谢率平均比女性高；幼儿比成人高；年龄越大，代谢率越低。

表 2-5 中国人正常的基础代谢率平均值（kJ/m²·h）

年龄（岁）	11~15	16~17	18~19	20~30	31~40	41~50	51 以上
男性	195.5	193.4	166.2	157.8	158.7	154.1	149.1
女性	172.5	181.7	154.1	146.4	142.4	142.4	138.6

（二）基础代谢率的简易测定

简化法测定基础代谢率需首先要测定一定时间内受试者的摄氧量。受试者一般吃混合食物，通常将其在 20-25℃、清晨、清醒、安静、空腹时的呼吸商定为 0.82，此时的氧热价为 20.20KJ。按下面公式产热量：产热量 = 20.20 × 耗氧量。

中国人的体表面积可应用下列公式推算：

$$\text{体表面积 (m}^2\text{)} = 0.0061 \times \text{身高 (cm)} + 0.0128 \times \text{体重 (kg)} - 0.1529$$

在实际应用中，也可根据受试者的身高和体重从图 2-4 直接查出体表面积。使用时将受试者的身高和体重两点连成的直线与体表面积尺度交点的数字，即为受试者的体表面积。

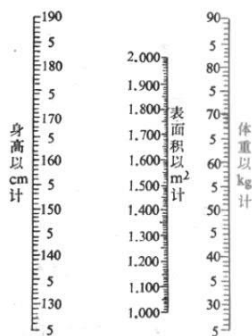


图 2-4 体表面积测算图

第三节 运动状态下的能量代谢

人体在运动状态下要求骨骼肌提供足量的能量以满足较安静状态下显著提高的能量需求，而 ATP 是肌肉收缩时将化学能转变为机械能的唯一直接能源。因此，运动时肌肉 ATP 的再合成和转运速率将大为加快。为保持生理条件下进行运动的骨骼肌能够提供足量的功率输出，ATP 的分解过程必须和再合成过程密切偶联。

一、能量代谢对急性运动的反应

在一定时间内完成特定强度运动的重要前提是运动骨骼肌维持一定水平的功率输出，而有限的能量供应将限制运动的进一步完成。依不同的运动模式，各能量代谢系统的动用取决于运动强度和持续时间。

(一) 急性运动时的无氧代谢

急性运动刚开始的能量主要来源于 ATP、CP 的分解。ATP 在 ATP 酶催化下迅速水解为 ADP 和 Pi，同时释放能量。ADP 继之与 CP 作为共同底物在肌酸激酶催化下迅速再合成 ATP。由于是直接利用骨骼肌贮存的 ATP，且骨骼肌用于再合成 ATP 的 CP 裂解速率极快，所以磷酸原供能系统较其他两种能量供应系统能够提供更大的功率输出。但是，安静状态下骨骼肌 ATP 含量仅约 25mmol/kg 干肌，而生理条件下进行运动时骨骼肌 ATP 浓度并不出现较大的变化幅度。即使是极量强度运动时，运动骨骼肌 ATP 含量也仅降低 30%~40%；尽管骨骼肌 CP 含量约 70~80 mmol/kg 干肌，但大强度运动开始后瞬时运动骨骼肌 CP 裂解速率即达峰值，并约在 1.3s 后出现下降，造成骨骼肌 CP 的迅速耗竭。故磷酸原系统供能时 ATP 的再合成底物来源有限，能量供应总量最低，仅能维持持续数秒钟的极量强度运动。由于该过程 ATP、CP 分解时不需要氧的参与，也不产生乳酸，所以又称无氧代谢的非乳酸成分。

如果运动维持足够的强度并继续持续下去，呼吸和循环系统的动员一旦不能满足运动骨骼肌对氧的需求，那么糖酵解供能系统将逐渐占据能量供应的主导地位。此时 ATP 的分解产物 ADP 接受糖原或葡萄糖不完全裂解产生的高能磷酸键再合成 ATP，同时产生大量乳酸。这一供能过程的功率输出尽管较磷酸原系统供能为低，但是再合成 ATP 的总量较后者提高，因而维持运动的时间延长。源自糖酵解系统供能再合成的 ATP 速率约在运动后 5s 达到峰值，并维持数秒钟。但是大强度运动中糖酵解供能过程的速率可提高到安静状态的 100 倍，运动骨骼肌细胞的乳酸水平迅速持续增高，造成细胞 pH 显著下降，抑制 ATP 进一步再合成所需要的糖酵解酶活性。因而糖酵解供能系统能够提供的能量总量也相对较低，机体将很快出现疲劳，不能维持长时间运动能量的需要。糖酵解供能过程不需氧的参与，同时产生乳酸，又称为无氧代谢的乳酸成分。

(二) 急性运动时的有氧代谢

有氧代谢较磷酸原和糖酵解供能系统具备更为复杂的化学过程,其化学过程也涉及相对更多的细胞反应部位,因而功率输出相对最低。但是,低、中强度运动中呼吸和循环系统的动员能够满足运动骨骼肌对氧气的需求,充足的代谢底物使有氧代谢相对无氧代谢能够提供更大的能量供应总量。因而运动的时间大为延长。该能量供应过程中糖原、葡萄糖或脂肪酸被完全氧化分解,再合成 ATP 的量约为无氧酵解的 20~30 倍。

可以用运动过程中的摄氧动力学曲线分析各种强度运动中运动骨骼肌的能量代谢变化状况(图 2-5)。在运动刚开始的短时间内,由于呼吸循环的反射调节相对迟缓,氧在体内的运输滞后,所以摄氧量在短时间内(30~60 秒)呈指数上升。这一阶段的供能主要来源于无氧代谢(非乳酸和乳酸成分)。继续运动,运动强度小于无氧阈强度时,呼吸和循环系统的动员能够满足运动骨骼肌对氧的需求,有氧代谢开始占据主导供能地位,摄氧动力学曲线将呈平台分布,摄氧量最终稳定维持于某一水平;当运动强度大于无氧阈强度时,摄氧动力学曲线多出现持续几分钟的慢成分(见图 2-5),直至最大摄氧量平台出现;而在极量强度运动时,摄氧动力学曲线将不出现平台,而是持续增高,直至运动性疲劳,依运动强度而定,摄氧量水平达到或不能达到最大摄氧量。

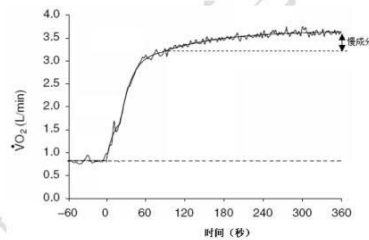


图 2-5 大强度运动时的摄氧动力学曲线

(Jones AM, Koppo K, Burnley M. Effects of prior exercise on metabolic and gas exchange responses to exercise. Sports Med, 2003, 33 (13): 949-971.modified)

(三) 急性运动中能量代谢的整合

需要强调的是,大强度运动中各能量代谢系统对能量供应的参与并非顺序出现,而是相互整合、协调(metabolic integration),共同满足体力活动的基本器官肌肉对能量的需求(表 2-6、图 2-6 和图 2-7)。

表 2-6 不同持续时间最大运动时有氧和无氧系统供能比例

大强度运动的持续时间 (s)	无氧 (%)	有氧 (%)
0~10	94	6
0~15	88	12

0~20	82	18
0~30	73	27
0~45	63	37
0~60	55	45
0~75	49	51
0~90	44	56
0~120	37	63
0~180	27	73
0~240	21	79

一般来讲,依运动模式、运动持续时间和强度不同,三种供能系统都参与能量供应,只不过各自在总体能量供应中所占的比例不同。图 2-7 分别为铁人三项和场地自行车运动员在 90s 自行车全力冲刺运动中三种能量代谢系统的动力学变化。运动员在 5~10s 内达到最大功率输出,随后运动阻力逐渐降低,直至运动结束。两名运动员的 ATP-CP 系统在运动 1~2s 达到峰值,随即在 10s 内降低 75%~85%,并继续参与供能至运动 20s。糖酵解供能系统的 ATP 合成速率在 5s 达到峰值并维持数秒钟。而有氧代谢则在运动 30s 占据能量供应的主导地位。

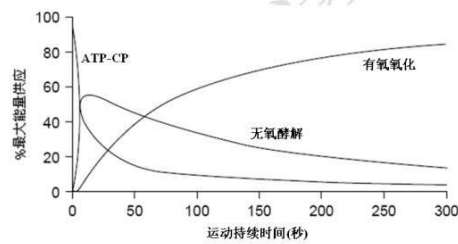


图 2-6 不同时间最大运动过程中各能量供应系统的代谢动力学变化(Gastin PB. Energy system interaction and relative contribution during maximal exercise. Sports Med, 2001, 31 (10): 725-741.modified)

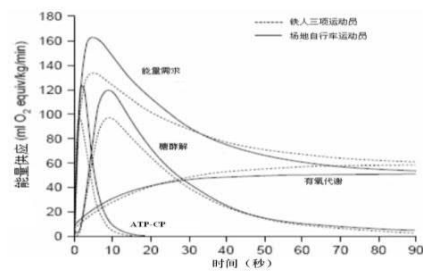


图 2-7 能量代谢对慢性运动的适应

(Gastin PB, Lawson DL. Influence of training status on maximal accumulated oxygen deficit during all-out exercise. Eur J Appl Physiol, 1994, 69: 321-30.)

对急性运动中能量代谢的一个误区是认为有氧代谢系统对运动能量需求的反应相对较慢，因而在短时大强度运动时并不扮演重要角色。新近的研究证实，即使持续 6s 的极量强度运动，有氧氧化系统也都参与供能。自上世纪 90 年代以来的多数研究表明，Wingate 实验 30s，有氧代谢供能占能量供应总量的 13%~44%。正如图 2-7 所示，有氧代谢在运动开始已参与能量供应。

二、能量代谢对慢性运动的适应

有氧代谢和无氧代谢能力除取决于能源物质贮备外，能量代谢的调节能力以及运动后恢复过程的代谢能力也是重要因素。慢性运动主要对后者产生影响。

一般来讲，慢性运动可上调其主要能量代谢供能系统的酶活性，使急性运动对神经、激素的调节更加敏感，内环境变化时各器官系统的功能更加协调，同时加速能源物质以及各代谢调节系统的恢复，促进疲劳的消除。在此前提下，机体相应的运动能力提高。如长期接受耐力训练的运动员有氧运动能力较长期接受速度训练的运动员为高，但是无氧耐力却显著低于后者（见图 2-8）。

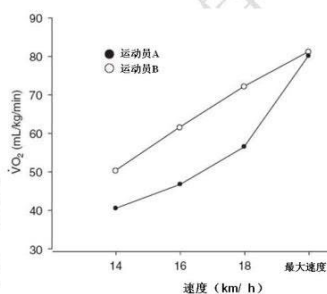


图 2-8 不同运动速度两名世界优秀 10km 跑运动员的摄氧量变化(其中运动员 A 的运动节省化水平高于 B)

(Saunders PU, Pyne DB, Telford RD, et al. Factors affecting running economy in trained distance runners. Sports Med, 2004, 34 (7): 465-485.modified)

慢性运动对能量代谢的影响还可以用运动或能量节省化 (exercise or energy economy) 反映。当机体在同等负荷运动下能够达到更大的功率输出或更高的摄氧量水平，表明机体的运动节省化程度提高。运动节省化较最大摄氧量具备更高的可训练性。特别是对于优秀运动员，长期的运动训练可使其最大摄氧量处于稳定状态。此时其有氧运动能力的提高就有赖于运动节省化水平的改善。图 2-8 所示的两名世界优秀 10km 跑运动员最大摄氧量相同。由于运动员 A 的运动节省化

水平高于 B，其 10 km 跑成绩较运动员 B 快约 1min。慢性运动提高机体的运动节省化程度往往是骨骼肌能量代谢系统改善、运动单位募集类型改变、同等强度运动中通气量和心率降低以及运动技能提高的结果。

三、与运动相关的能量代谢检测与评价

由于体力活动涉及运动骨骼肌的做功，而后者又受呼吸、循环以及神经、内分泌等多系统、器官的调节，因此体力活动的能量代谢不能简单地用单位时间内机体的产热量计算。精确的方法是测定运动骨骼肌运动前后 ATP、CP 含量的变化来评价 ATP-CP 供能系统，用运动骨骼肌运动前后丙酮酸或乳酸含量的变化反映糖酵解供能系统，以及用运动骨骼肌运动前后线粒体 ATP 合成速率及量的变化反映有氧运动能力。显然这些方法的应用性受到限制。目前常用的是用不同时间最大运动时的血乳酸增值和最大摄氧量分别反映机体的无氧和有氧代谢能力。

由于 ATP-CP 系统供能主要参与 6~8s 极量强度运动时的供能，所以可以在特定运动阻力下（如自行车功率计 100rpm, 600W）要求受试者进行最大运动（如 15s），通过单位时间内完成的总功与血乳酸增值的比值来反映 ATP-CP 系统能力（磷酸原能商法）。

经典的糖酵解系统供能评价是 Wingate 实验。受试者在特定运动阻力下 30~90 秒内以最大能力持续运动，测定受试者做功的功量和血乳酸增值。最大功量和血乳酸增值越大，表明无氧酵解能力越强。

最大摄氧量是公认的反映有氧运动能力的良好指标。受试者在进行递增负荷运动测定其达到的摄氧量稳态。一般认为，最大摄氧量越大，有氧能力越强。

推荐文献

1. Powers SK, Howley ET. Exercise physiology: Theory and application to fitness and performance. 4th ed, McGraw-Hill, New York, 2000
2. 许豪文.运动生物化学概论.北京:高等教育出版社,2001
3. Schneider, E. D. and Sagan, D., *Into the Cool: Energy Flow, Thermodynamics, and Life.* (University Of Chicago Press, 2005)
4. Cox, M. and Nelson, D. L., *Lehninger Principles of Biochemistry.* (Palgrave Macmillan, 2004)
5. Cerny FJ, Burton HW. Exercise physiology for health care professionals. 1st ed., Human kinetics, Champaign, 2001

思考题

1. ATP 的稳态及其生成途径。

-
2. 能量代谢的测定及其影响因素。
 3. 能量代谢对急性运动的反应。
 4. 急性运动中能量代谢的整合。
 5. 能量代谢对慢性运动的适应。

(天津体育学院 张勇 廖鹏)

华南师范大学线上课程